

М. П. СОЛНЦЕВА

**О ПОВЕДЕНИИ ЯДЕР ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ОБРАЗОВАНИИ
МОЗАИЧНОГО ЗАРОДЫША ПРИ СЕМИГАМИИ
У RUDBECKIA LACINIATA L.**

(Представлено академиком Е. М. Лагренко 20 V 1970)

Настоящее исследование проведено на материале, выращиваемом в Ботаническом саду в Ленинграде. Обработка материала проводилась по принятой цито-эмбриологической методике.

Относительно небольшой зародышевый мешок *R. laciniata* имеет крупные элементы. Морфология и топография элементов зародышевого мешка рудбекии изучена (¹⁻⁷). Наши наблюдения подтверждают их описания, но необходимо специально отметить, что синергиды значительно короче яйцеклетки. Процесс оплодотворения *R. laciniata*, как и других видов, изучался рядом авторов (¹⁻⁹), но в других, более южных, условиях.

Пыльцевая трубка *R. laciniata* проникает в зародышевый мешок, разрушая одну из синергид, как и у других видов (^{1, 2, 9}). В синергиде спермии имеют вид плотных хроматизованных комочков, дающих интенсивную реакцию Фельгена; цитоплазму различить не удается. Спермии вместе с содержимым пыльцевой трубки вносятся в зародышевый мешок не в район апикальной части яйцеклетки, как у многих растений (¹⁰), а где-то около верхней трети яйцеклетки. Это происходит вследствие того, что синергиды у *Rudbeckia* короткие и их апикальные концы заканчиваются примерно в этой области. Попавшие в зародышевый мешок спермии видоизменяются, превращаются в довольно длинные, спиральные, лентовидные тела и расходятся к женским ядрам. Спермию, направляющуюся к центральному ядру, приходится преодолевать значительно большее расстояние, чем спермию, направляющуюся к ядру яйцеклетки, но тем не менее продвижение спермия к центральному ядру идет значительно быстрее (¹¹).

Спермий, проникающий в яйцеклетку, успешно преодолевает ее оболочку. Весьма вероятно, что большая часть поверхности яйцеклетки *Rudbeckia*, приблизительно $\frac{2}{3}$ ее апикальной части, представлено плазмалеммой и не имеет целлюлозной оболочки (это обнаружено электронномикроскопически в яйцеклетках других объектов (¹²)), которая могла бы оказаться ощутимым препятствием для проникновения спермия. Проникнув в яйцеклетку, спермий движется по направлению к ее ядру, но очень медленно, и часто так к нему и не подходит.

По мере приближения спермия к женским ядрам вновь изменяется их форма: из лентовидной она становится палочковидной, а затем и округлой. Слияние одного из спермиев с центральным ядром зародышевого мешка происходит по премитотическому типу. Второй спермий в большинстве случаев не сливается с ядром яйцеклетки, а долгое время находится на некотором от него расстоянии (рис. 1). Позднее он выделяет ядрышко, что свидетельствует о том, что спермий заканчивает свой митотический цикл.

Такое состояние ядра спермия аналогично тому, которое мы наблюдаем у интерфазных ядер, когда они являются метаболически активными и участвуют в синтетических процессах клетки. Таким образом, хотя в данном случае мужское и женское ядро не слились, но два ядра клетки и ее цитоплазма в процессах жизнедеятельности образуют единую метаболи-

ческую систему, а следовательно сама клетка является своеобразной зиготой. В результате создается структура, напоминающая дикарион грибов.

Спустя некоторое время после проникновения спермия в яйцеклетку ядра как спермия, так и яйцеклетки раздельно приступают к делению. Деление спермия может происходить одновременно с делением ядра яйцеклетки (если спермий находится недалеко от последнего) или задерживаться на больший или меньший срок. В результате первого деления «зи-

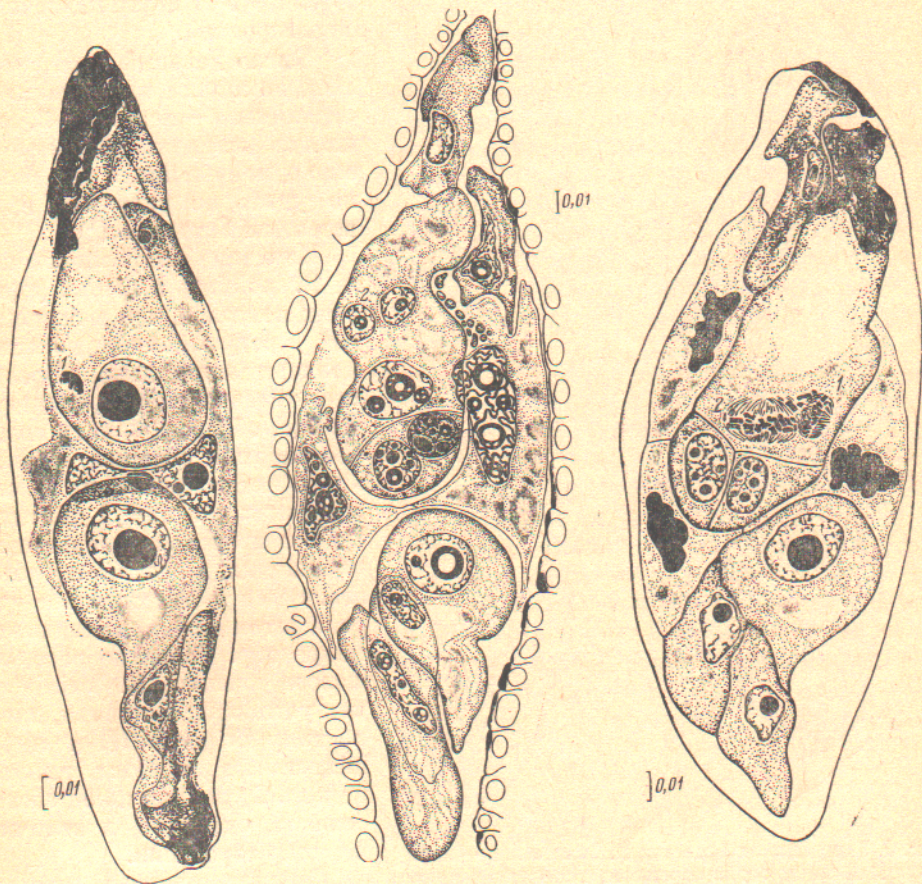


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 3

Рис. 1. Зародышевый мешок *R. laciniata* L. Спермий (1), находится на некотором расстоянии от ядра яйцеклетки. Объединение второго спермия с центральным ядром зародышевого мешка завершилось

Рис. 2. Зародышевый мешок *R. laciniata*. Трехклеточный зародыш (перегородка между апикальными клетками не показана, так как ядра находятся в разной плоскости). Базальная клетка содержит крупное ядро (1) — производное ядра яйцеклетки, и два мелких ядра (2), возникших при делении ядра спермия

Рис. 3. Зародышевый мешок *R. laciniata*. В базальной клетке зародыша происходит синхронное деление ядра спермия (1 — мелкая фигура деления) и ядра клетки зародыша, одного из потомков ядра яйцеклетки (2 — крупное веретено деления с крупными хромосомами); эндосперм — клеточный, ядра эндосперма не додифференцировались при окраске гематоксилином

готы» образуются 2 клетки и 4 ядра: 2 крупных — производных ядра яйцеклетки и 2 мелких — производных спермия. Ядра спермиев при этом могут оказаться в апикальной (рис. 2) или базальной клетке проэмбрио, в зависимости от того в каком месте яйцеклетки их застало деление. Обычно спермий приступает к делению только тогда, когда близко от него делится ядро клетки зародыша (рис. 3). Фигуры деления ядра спермия, так же как

и его хромосомы, значительно меньше фигур деления и хромосом ядра яйцеклетки. Ядра — производные спермия тоже значительно мельче ядер, получившихся при делении ядра яйцеклетки.

Между сестринскими ядрами материнского происхождения закладывается клеточная перегородка (рис. 2), деление ядра спермия не сопровождается цитокинезом. Ядра отцовского происхождения и ядра — производные яйцеклетки не отделяются друг от друга клеточной перегородкой.

Число делений ядра спермия, по нашим наблюдениям, ограничено — всего 1—2, но иногда, очевидно, возможно и еще одно деление, о чем можно судить по рисункам, приведенным Батталья (¹).

Изучение микроспорогенеза *R. laciniata* в наших условиях показало, что в пыльниках редукционное деление проходит нормально, образуется тетрада спор и, следовательно, образовавшиеся позднее спермии содержат гаплоидное число хромосом. В семязпочках же при I делении мейоза происходит серьезные нарушения, в результате чего возникает реституционное ядро, а затем диада диплоидных макроспор. Развитие зародышевого мешка *R. laciniata*, как установил Батталья, идет по типу *Erigeron* II, и ядро яйцеклетки является диплоидным. С уровнем плоидности связана, очевидно, и величина ядер зародыша.

Следует отметить, что в зародышах встречались и гигантские ядра, значительно превышающие по величине ядра зародыша.

Следует отметить, что в зародышах встречались и гигантские ядра, значительно превышающие по величине ядра зародыша.

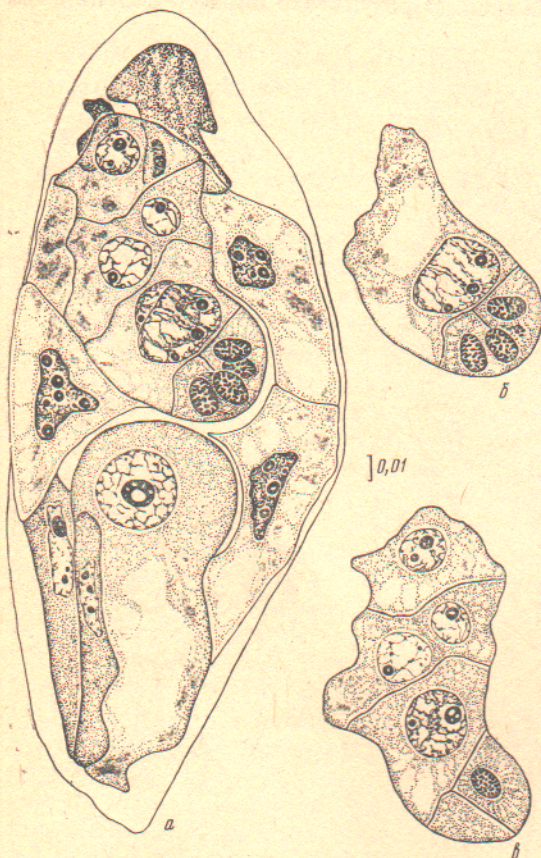


Рис. 4. Зародышевый мешок *R. laciniata*. *a* — зародышевый мешок с зародышем, воссозданным по двум срезам (*b*); *в* — последовательные срезы зародыша. Объяснение в тексте

даже самые крупные женские. Клетки, в которых они находились, были также значительно крупнее всех остальных клеток зародыша. На рис. 4 представлен зародыш, в апикальной зоне которого располагаются четыре клетки с диплоидными ядрами женского происхождения несколько меньшей, чем обычно, величины вследствие двух быстро прошедших друг за другом делений. К апикальной клетке примыкают две другие (одна за другой). Ядро одной из этих клеток очень крупное — крупнее всех остальных клеток зародыша. Ядра базальной и соседней с ней клеткой почти одинакового размера; эти ядра — потомки ядра яйцеклетки и потому диплоидны. В клетке, примыкающей к базальной, наряду с крупным ядром материнского происхождения содержится еще одно ядро — мелкое и совершенно округлое. Это ядро — производное спермия.

Наиболее крупное ядро из всех ядер зародыша, очевидно, произошло в результате слияния одного из пары ядер — производных спермия (n -хромосом) — и диплоидного ядра, одного из потомков ядра яйцеклетки ($2n$ -хромосом).

К этой интерпретации образования гигантского ядра среди других ядер зародыша привели нас картины, которые мы наблюдали при делении ядер на более ранних фазах развития зародыша. На рис. 3 изображен трехклеточный зародыш, в базальной части которого оба ядра, производные ядер яйцеклетки и спермия, находятся в метафазе деления. Обе фигуры деления здесь расположены очень близко одна к другой. Судя по положению веретена, можно полагать, что при расхождении хромосом к полюсам одна часть хромосом ядра — потомка ядра яйцеклетки, направляющаяся к базальной части клетки, — и хромосомы, направляющиеся влево при делении гаплоидного ядра спермия, могут объединиться. В телофазе ядерная оболочка охватит все хромосомы, и в результате образуется триплоидное ядро. Другая часть хромосом, принадлежащая фигуре деления диплоидного ядра, направляется к апикальной части клетки и организуется в самостоятельное диплоидное ядро. Хромосомы делящегося спермия, направляющиеся вправо, организуются в самостоятельное гаплоидное ядро. При таком поведении ядер во время деления мы получаем картину, очень близкую к изображенной на рис. 4. Во время митоза при определенном положении веретена делящихся ядер спермия или его производного и ядра — потомка ядра яйцеклетки происходит объединение материнских и отцовских наборов хромосом в обоих ядрах, и тогда оба ядра окажутся триплоидными.

Случаи слияния ядер в момент их деления распространены очень широко (¹³⁻¹⁷), и такой путь увеличения пloidности ядер не является необычным. Однако образование триплоидных ядер среди ядер иной пloidности в раннем эмбриогенезе у покрытосеменных обнаружено впервые.

Судьба триплоидных ядер и их роль в построении зародыша пока не прослежена и требует дальнейших исследований.

Таким образом, зародыш *R. laciniata*, возникающий при семигамии, оказывается мозаичным. Ядра его клеток не только различны по происхождению (материнские и отцовские), но имеют и разную пloidность: гаплоидные — это потомки ядер спермия, диплоидные — потомки ядер яйцеклетки и триплоидные — это истинно гибридные, являющиеся результатом слияния ядер — производных яйцеклетки и спермия.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
15 V 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. Battaglia, *Nuovo giorn. bot. ital. New Ser.*, 53, 3 (1946). ² E. Battaglia, *Caryologia*, 8, 1 (1955). ³ С. Г. Навашин, В кн.: Избр. тр., 1, 1951, стр. 225 и 230. ⁴ L. Guignard, *C. R.*, 131 (1900). ⁵ F. Fagerlind, *Acta Horti Bergiana*, 14 (1946). ⁶ P. Maheshwari, A. R. Srinivasen, *New Phytol.*, 43 (1944). ⁷ С. Н. Мовсесян, А. М. Багдасарян, *Биол. журн. Армении*, 19, 7 (1966). ⁸ С. Н. Мовсесян, *Изв. АН АрмССР*, 17, 3 (1964). ⁹ С. Н. Мовсесян, *Матер. Всесоюз. симпозиума по эмбриологии растений*, Киев, 1968, стр. 138. ¹⁰ Е. Н. Герасимова-Навашина, С. Н. Коробова, *Бюлл. МОИП, отд. биол.*, 14, 5 (1959). ¹¹ М. П. Солнцева, *Матер. Всесоюз. симпозиума по эмбриологии растений*, Киев, 1968, стр. 211. ¹² W. A. Jensen, *Am. J. Bot.*, 52, 8 (1965). ¹³ И. Д. Романов, *Бот. журн.*, 50, 9 (1965). ¹⁴ K. Carniel, *Osterreichische Bot. Zs.*, 110, 2 (1963). ¹⁵ В. П. Печеницын, *Морфогенез и эмбриология некоторых видов Tulipa L.* Автореф. кандидатской диссертации, Ташкент, 1965. ¹⁶ Г. М. Ильина, *Реф. докл. межвузовской конф. по морфологии растений*, М., 1968, стр. 108. ¹⁷ A. Ionescu, *Soc. Bot. France*, 114, 7—8 (1967).